

**Untersuchungen über Reaktionsunterschiede
von in vitro kultivierten Segmenten aus
pflanzlichen Speicherorganen**

**Inaugural-Dissertation
der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg
zur
Erlangung des Doktorgrades**

**vorgelegt von
Gerhard Gunst
aus Nürnberg**

1962

**Berlin
1963**

**Als Dissertation genehmigt von der Naturwissenschaftlichen
Fakultät der Universität Erlangen-Nürnberg**

Tag der mündlichen Prüfung: 28. November 1962

Dekan: Universitätsprofessor Dr. H. Volz

Berichterstatter: Universitätsprofessor Dr. E. Haustein

Berichterstatter: Universitätsprofessor Dr. J. Schwemmle



**Veröffentlicht in: Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Band 39, Heft 2 (1963)
Verlag Duncker & Humblot, Berlin**

Untersuchungen über Reaktionsunterschiede von in vitro kultivierten Segmenten aus pflanzlichen Speicherorganen.*)

Von

GERHARD GUNST

(Mit 18 Abbildungen)

Eingegangen am 17. Mai 1963

Einleitung

Bei Gewebekulturen aus pflanzlichen Speicherorganen beobachtet man häufig starke Schwankungen und Unterschiede in der Reaktion bzw. Reaktionsbereitschaft der einzelnen Gewebestücke. Da bei vergleichenden Untersuchungen möglichst gleichartiges Verhalten der den gleichen äußeren Bedingungen unterworfenen Segmente erwünscht ist, war das Ziel der vorliegenden Arbeit, eine Reihe von Faktoren zu prüfen, die für eine unterschiedliche Reaktion verantwortlich sein könnten. Für vier verschiedene Objekte wurde deshalb die Reaktionsfähigkeit in Abhängigkeit von folgenden Faktoren untersucht:

1. Einfluß des im Segment enthaltenen Leitgewebes.
2. Lage des Segments innerhalb des Organs: Basis — Spitze, zentral — peripher.
3. Orientierung des Segments beim Einlegen: normal — invers — seitlich.
4. Individuelle Unterschiede zwischen verschiedenen Organen gleicher Herkunft.

Als Maß der Reaktionsfähigkeit wurde dabei das Verhalten der Segmente auf eine abgestufte α -Naphthylessigsäure (NES)-Reihe genommen.

* Dissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg, 1962.

Material und Methode

Untersucht wurden die Speicherorgane folgender Pflanzen:

1. Kohlrabi (*Brassica oleracea* var. *gongylodes* L. f. *violacea* Lam.), Sorte „Blauer Speck“, ein Herbstkohlrabi.
2. Stoppel- oder Herbstrübe (*Brassica rapa* L. var. *rapifera* Metzger subvar. *esculenta* f. *longa*), a) Sorte „Ochsenhörner“, b) Sorte „Bortfelder“.
3. Sellerie (*Apium graveolens* L. var. *rapaceum* DC.), Sorte „Magdeburger Markt“.
4. Futterrübe (*Beta vulgaris* L. var. *rapa*), Sorte „Eckendorfer Gelb“. Die Rübe hat walzenförmige Gestalt.

Verglichen wurden immer nur Gewebestücke aus einem einzigen Speicherorgan. Um möglichst viele Segmente zu erhalten, wurden nur sehr große Organe verwendet. Konnte das Material nicht frisch geerntet verarbeitet werden, so wurde es im Kühlschrank bei 3° C aufbewahrt, längstens jedoch eine Woche. Die Stücke wurden zunächst gründlich gereinigt; dann wurde die äußere Schicht in etwa 3 mm Dicke entfernt. Zur äußerlichen Sterilisation wurden sie anschließend 6 Stunden in eine 0,025 %ige Sublimatlösung eingelegt.

Die Zerlegung der Knollen in $8 \times 8 \times 10$ mm große Segmente und das Einlegen in die Kulturgefäße geschah in der Impfkabine unter den von Mayer (1956) beschriebenen Vorsichtsmaßregeln. Dabei wurde darauf geachtet, daß außer den vorhandenen Organanlagen auch die äußere Rindenzone mit dem Kambium entfernt wurde. Die Stücke wurden zunächst in 1 cm dicke Schichten geschnitten; jede Schicht wurde dann in einen Zentralzylinder von etwa 2,3 cm Durchmesser und nach außen folgende konzentrische Ringe von ungefähr 0,8 cm Breite zerlegt. Aus dem Zentralzylinder ließen sich dann jeweils 4, aus den Ringen mit steigendem Umfang entsprechend mehr Segmente gewinnen. Die notwendigen Kontrollkulturen ohne Wuchsstoffzugabe wurden jeweils den äußeren Ringen entnommen, da sich aus ihnen die größte Anzahl an Segmenten gewinnen läßt.

Bei Sellerie und der Futterrübe konnte zwischen Segmenten mit und Segmenten ohne Leitgewebe unterschieden werden. Bei den *Brassica*-Arten war dies nicht möglich, da sich Gewebestücke ohne Leitgewebe in der verwendeten Größe aus diesen Organen nicht gewinnen lassen.

Beim Einbringen in die Kulturgefäße wurde die Orientierung der Gewebestücke genau beachtet; bei seitlicher Einlage wurde die morphologische Oberseite auf den im Reagenzglas vorhandenen blauen Längsstrich ausgerichtet.

Zu jedem Segment wurden neben der Knollenummer und der zugegebenen Wuchsstoffmenge seine Lage innerhalb des Speicherorgans (Schichtnummer: 1, 2, 3 . . . n und Ringnummer: 0, I, II . . .), seine Orientierung (normal, invers, seitlich) und bei Sellerie und der Futterrübe sein Gehalt an Leitgewebe ($\pm$ L) vermerkt.

Der Nährboden wurde nach Wurm (1960) bereitet und sterilisiert. Die fertig eingelegten Kulturen wurden in einem Gewächshaus bei einer Temperatur von 25—30° C und einer Luftfeuchtigkeit von 50—60 % bei normalem Tageslicht aufbewahrt. Vor direkter Sonneneinstrahlung wurden sie durch Bedeckung mit durchscheinendem Pergamentpapier geschützt. Die Kulturdauer wurde bei den einzelnen Objekten verschieden lang gewählt, da sie nicht gleich schnell reagieren.

Der Bakterien- und Pilzbefall, der zum Ausfall der betroffenen Kulturen führte, konnte bei Beachtung der von Mayer (1956), Stichel (1959) und Wurm (1960) erprobten Arbeitsmethoden mit Ausnahme der Stoppelrüben-Sorte „Ochsenhörner“ unter 10 % gehalten werden.

Bei der Auswertung wurden nur Sprosse berücksichtigt, von denen mindestens der Vegetationskegel und die erste Blattanlage zu erkennen waren, Wurzeln nur, wenn sie eine Länge von mindestens 2 mm erreicht hatten. Entscheidend für die Beurteilung der Versuchsergebnisse waren die Zahl der pro Segment gebildeten Organe und der Ort, an dem die Organe und der Kallus entstanden.

Ergebnisse

I. Kohlrabi

Für die Versuche wurde ausschließlich das Mark mit den darin enthaltenen Leitbündeln verwendet. Die Leitbündel durchziehen das gesamte Markgewebe in gleicher Dichte; sie verlaufen unregelmäßig ohne Vorzugsrichtung. Die Segmente enthalten deshalb alle einen etwa gleich großen Leitbündelanteil.

Die Kulturdauer aller Kohlrabistücke betrug von Mitte August bis Mitte Februar bzw. von Ende September bis Ende März 170 bis 180 Tage. Die Mitte August angesetzten Knollen unterschieden sich dabei in ihrer Reaktion deutlich von den Ende September geernteten Knollen.

A. Mitte August geerntete Knollen

Zunächst wurde die Reaktion des Materials bei normaler Orientierung geprüft. An den Kontrollkulturen war nach etwa einer Woche eine deutlich wahrnehmbare Volumenzunahme infolge Hypertrophie des peripheren Parenchymgewebes festzustellen, die durch NES nicht merklich gesteigert wurde. In der Folgezeit ergrüntten die Gewebestücke und bildeten einen Kallus. Die Luftteile überzogen sich mit einer lockeren Schicht verzweigter Zellfäden. Weiter entstanden über alle Segmentflächen verteilt häufchenförmige Kalluswucherungen. Der Wuchsstoff förderte das Kalluswachstum ab 0,1 mg/l NES.

Bereits an den Kontrollkulturen traten Wurzeln auf: sie entstanden nach 2—3 Wochen. Durch NES konnte die Wurzelbildung erheblich gesteigert werden. Die Sproßbildung, die nach 6—8 Wochen einsetzte, wurde dagegen durch NES gehemmt, bei 3,3 mg/l bereits sehr stark und bei 33,0 mg/l völlig (Abb. 1). Die Segmente aus der hier dargestellten Knolle bildeten schon bei 3,3 mg/l NES

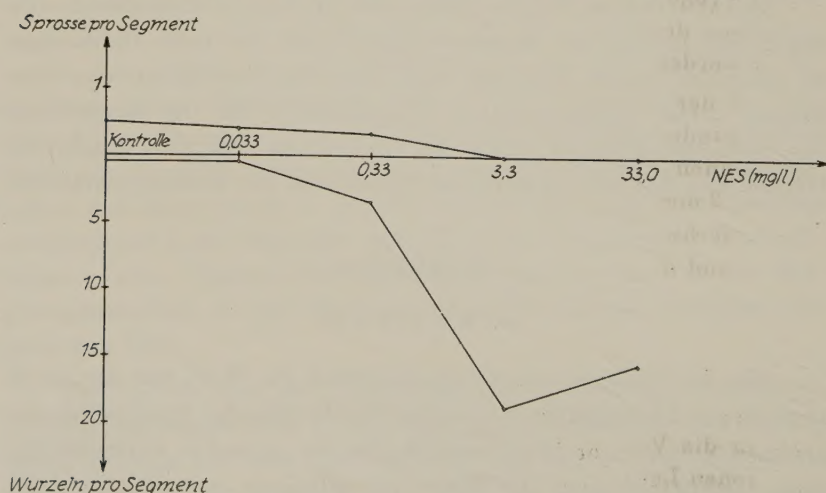


Abb. 1. Einfluß der NES auf die Organbildung bei Kohlrabi.

keine Sprosse mehr. An den grünen Sprossen fiel auf, daß sie in den Blattnerven den für die verwendete Kohlrabisorte typischen Blauviolettfarbstoff enthielten.

1. Einfluß des im Segment enthaltenen Leitgewebes.

Die häufchenförmigen Kalluswucherungen und die Organe entstanden immer im Anschluß an die durchschnittenen oder angeschnittenen Leitbündel.

2. Lage des Segments innerhalb des Organs.

Wurden bei gleicher Orientierung die einander entsprechenden Ringe aus den sechs Schichten verglichen, so ergaben sich bei keiner der Knollen wesentliche Unterschiede in der Kallus- und Organbildung (Abb. 2 a). Der Vergleich der Ringe einer Schicht (O bis IV)

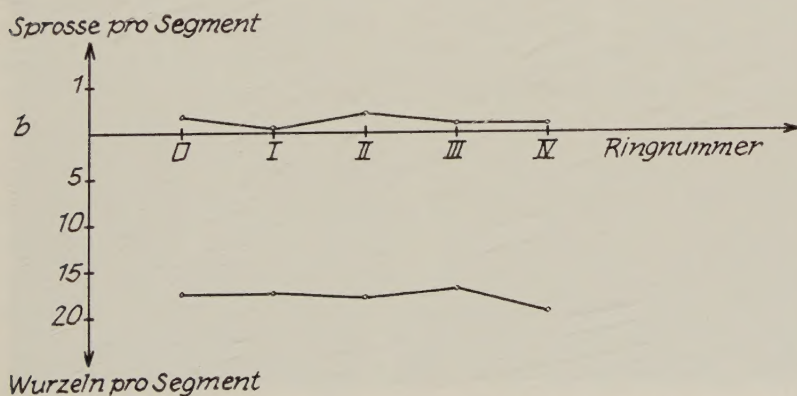
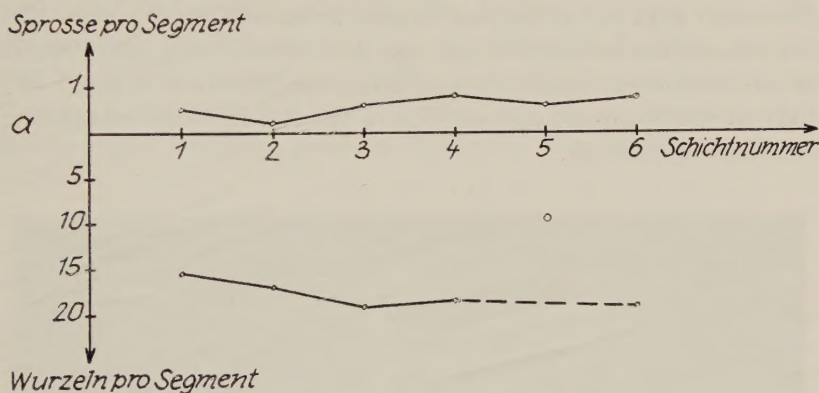


Abb. 2. Einfluß der Lage des Segments innerhalb der im August geernteten Kohlrabiknolle auf die Organbildung. Wurzeln bei 3,3 mg/l, Sprosse bei 0,33 mg/l NES.

führte in den sechs Schichten aller untersuchten jungen Knollen zu dem gleichen Ergebnis (Abb. 2 b). Für die in Abb. 2 a dargestellten Kurven wurden jeweils die Segmente des III. Ringes aus den sechs Schichten herausgegriffen, für die in Abb. 2 b die Ringe der zweiten Schicht. Es kam immer wieder vor, daß mehrere Segmente eines Ringes in der Organbildung stärker von den anderen recht einheitlich reagierenden Gewebestücken abwichen; das erklärt z. B. die niedrige Wurzelzahl der 5. Schicht in Abb. 2 a.

3. Orientierung des Segments beim Einlegen.

Die Orientierung der Gewebestücke hat bei Kohlrabi keinen Einfluß auf die Kallus- und Organbildung. Die Verteilung des Kallus war bei normaler, inverser und seitlicher Einlage gleich; auch Form und Zahl der gebildeten Organe unterschieden sich nicht. Die Organe entstanden unabhängig von der Orientierung überwiegend in unmittelbarer Umgebung der Grenzlinie zwischen Agarteil und Luftteil der Segmente und aus den in das Nährmedium eintauchenden Flächen (Abb. 3).

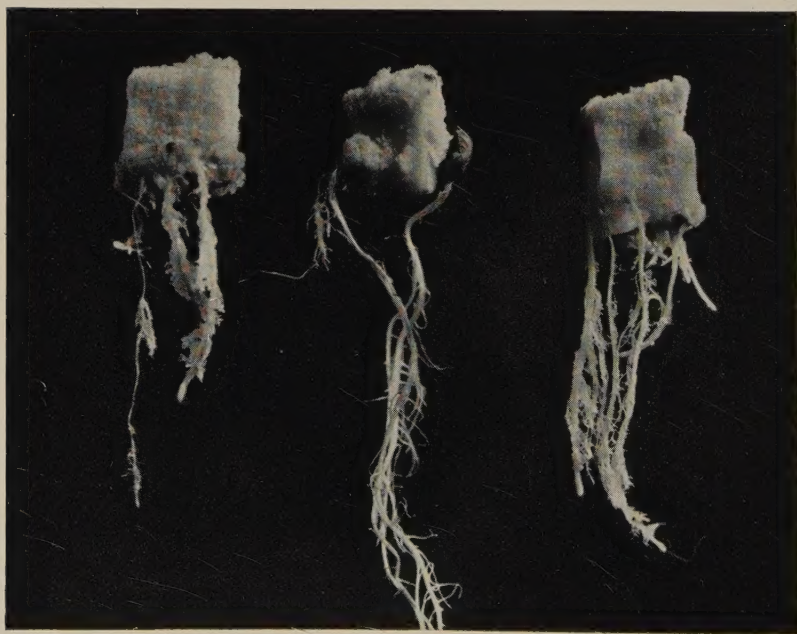


Abb. 3. Einfluß der Orientierung auf die Reaktion der Kohlrabisegmente. Links: normal; Mitte: invers; rechts: seitlich (morphologische Unterseite nach rechts gekehrt); NES 1,0 mg/l; Vergr. 1,5 $\times$.

4. Individuelle Unterschiede zwischen verschiedenen Organen gleicher Herkunft.

An gleichaltrigen Knollen gleicher Herkunft traten oft merkliche Unterschiede in der Reaktion auf. In der Kallus- und Wurzelbildung wichen die untersuchten Knollen kaum voneinander ab, deutlich jedoch in der Sproßbildung. Vier gleichgestaltete Kohlrabiknollen, die im August zu einem Parallelversuch angesetzt wurden, unterschieden sich wie folgt: an dem ersten Organ gingen aus 16 Segmenten Sprosse hervor, am zweiten aus 25, am dritten aus 4 und am vierten aus 3. Nach diesem Ergebnis empfiehlt es sich, immer nur innerhalb einer Knolle zu vergleichen.

Zusammenfassend ist also zu sagen, daß das in den Kohlrabisegmenten enthaltene Leitgewebe für die Reaktion der Stücke Bedeutung hat. Die Orientierung der Segmente beim Einlegen und bei den im August geernteten Knollen auch ihre Lage innerhalb des Organs haben darauf keinen Einfluß. Es ist zu beachten, daß gleichaltrige Knollen gleicher Herkunft verschieden reagieren können.

B. Ende September geerntete Knollen

Alle Segmente aus dem oberen Teil dieser Speicherorgane reagierten ebenso wie die beschriebenen Gewebestücke aus den jüngeren Knollen. Die Segmente aus den mittleren Schichten zeigten jedoch bereits Abweichungen, die an den Gewebestücken aus den unteren Schichten ganz deutlich wurden: die Volumenzunahme durch Hypertrophie des peripheren Parenchymgewebes und die Bildung verzweigter Zellfäden waren, verglichen mit den oberen Knollenbezirken, deutlich stärker; die Bildung von Kalluswucherungen dagegen blieb zurück; ihr Wachstum wurde durch NES vergleichsweise nur schwach angeregt. Organe wurden seltener gebildet; sie entwickelten sich meist nur schwach. Die nur noch vereinzelt auftretenden Sprosse konnten bis zu 0,33 mg/l NES beobachtet werden. Die Wurzelbildung wurde durch den Wuchsstoff weit schwächer gefördert als im oberen Teil der Knolle.

Wurden bei den im September geernteten Knollen wiederum die Segmente einander entsprechender Ringe aus den sechs Schichten verglichen, so ergab sich im Vergleich zu Abb. 2 a ein stark abweichender Kurvenverlauf (Abb. 4 a). Aus der Abb. 5 kann man

ebenso die von der Spitze zur Basis sich stetig ändernde Reaktionsbereitschaft der Stücke ersehen. Die Gewebestücke zu beiden Abbildungen entstammen wiederum jeweils dem III. Ring der Schichten 1—6. Innerhalb der einzelnen Schichten waren gesetzmäßige Unterschiede in der Reaktion nicht erkennbar (Abb. 4 b). Zu dieser Darstellung wurden die Schichten 1, 2, 4 und 6 einer Knolle herausgegriffen, aus der nur an drei Stücken Sprosse entstanden.

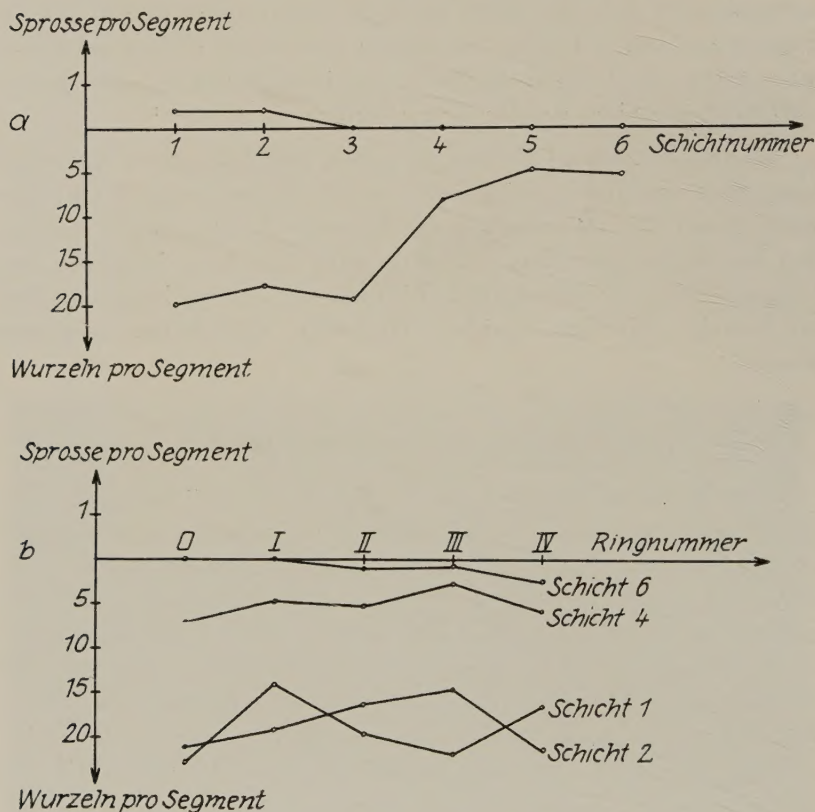


Abb. 4. Einfluß der Lage des Segments innerhalb der im September geernteten Kohlrabiknolle auf die Organbildung. Wurzeln bei 3,3 mg/l, Sprosse bei 0,33 mg/l NES.

Die Beobachtungen über den Einfluß des Leitgewebes und der Orientierung auf die Reaktion der Segmente führten dagegen, wie zu erwarten, zu den gleichen Ergebnissen wie bei den jüngeren Speicherorganen, d. h. die Kallushäufchen und Organe entstanden auch hier im Anschluß an die verletzten Gefäßbündel, und die Re-

aktion der Stücke war wiederum von der Orientierung unabhängig. Ebenso zeigten die im September geernteten Kohlrabi in der Sproßbildung in der oberen Knollenhälfte, die allein Sprosse hervorzubringen vermag, ähnliche individuelle Unterschiede wie die im August angesetzten Knollen.



Abb. 5. Einfluß der Lage der Segmente innerhalb der im September geernteten Kohlrabiknolle auf die Reaktion. Von links nach rechts: je ein Segment aus den Schichten 1—6. NES: 1,0 mg/l; Vergr. 0,75 $\times$.

Will man also Gewebe aus älteren Kohlrabiknollen untersuchen, so hat man nach dem Ergebnis der vorliegenden Versuche zu beachten, daß innerhalb einer Knolle die Bereitschaft zu regenerieren von oben nach unten abnimmt und weiter, daß in der Sproßbildung von Organ zu Organ merkliche Unterschiede auftreten können.

II. Stoppel- oder Herbstrübe, Sorte „Ochsenhörner“

Für die Versuche wurden nur Segmente aus dem parenchymatischen Holzkörper mit den darin enthaltenen Leitelementen des Hypokotyl- und Wurzelteils der Rübe verwendet. Das Epikotyl,

das am Speicherorgan nur geringen Anteil hat, wurde verworfen. Die im großen und ganzen vertikal verlaufenden Leitbündel sind im Rübenkörper gleichmäßig verteilt. Der Gehalt an Leitgewebe ist deshalb in allen Gewebestücken ungefähr gleich groß.

Die Segmente wurden von Anfang November bis Anfang Februar 80—90 Tage lang in Kultur gehalten. Nach dieser Zeit begannen die Stücke zu schrumpfen.

Zunächst wurde wieder die Reaktion des Materials bei normaler Orientierung geprüft. Bereits nach einer Woche bildeten sich bei den Kontrollkulturen an allen Flächen kleine Kalluserhebungen; am stärksten entwickelten sie sich auf der dem Substrat



Abb. 6. Einfluß der Orientierung auf die Reaktion der Stoppelrüben-Segmente. Links: normal; Mitte: invers; rechts: seitlich (morphologische Unterseite nach rechts gekehrt). Obere Reihe: ohne NES; Vergr. 1,5 $\times$. Untere Reihe: 0,1 mg/l NES; Vergr. 1,2 $\times$.

auffliegenden morphologischen Unterseite. Dieser Bezirk der Gewebestücke blieb während der gesamten Kulturdauer in seiner ursprünglichen Größe erhalten; der der Luft ausgesetzte obere Teil der Segmente schrumpfte schon vorher ein (Abb. 6, oben links). Durch NES wurde das Kalluswachstum besonders an der morphologischen Unterseite angeregt. Eine fördernde Wirkung war schon ab 0,033 mg/l zu beobachten, die bis 1,0 mg/l zunahm, zwischen 1,0 mg/l und 10,0 mg/l ihre größte Stärke erreichte, um bei 33,0 und 100,0 mg/l NES wieder schwächer zu werden. Bis zu 0,1 mg/l NES trat der Kallus an der basalen Segmentfläche in Form rundlicher Wülste auf (Abb. 6, unten links). Von dieser Konzentration an wucherte eine ungegliederte Kallusmasse in das Substrat vor, deren Volumen das des ursprünglichen Segments oft übertraf. Die weit kleineren Kalluserhebungen der weißen Luftteile der Stücke bedeckten sich mit einer lockeren Schicht verzweigter Zellfäden, die nach etwa 60 Tagen abstarben. Alle in das Nährmedium tauchenden Kallusbildungen blieben glatt und färbten sich braun.

Schon Kontrollsegmente zeigten nach 8–10 Tagen Wurzelbildung, die durch NES stark gesteigert wurde; sie erreichte bei 3,3 und 10,0 mg/l ihren Höchstwert. Bei diesen Konzentrationen entstand durch die reiche Bildung von Seitenwurzeln ein nicht entwirrbares Wurzelgeflecht; sichere Zahlenwerte konnten deshalb nicht mehr ermittelt werden (Abb. 7, normal).

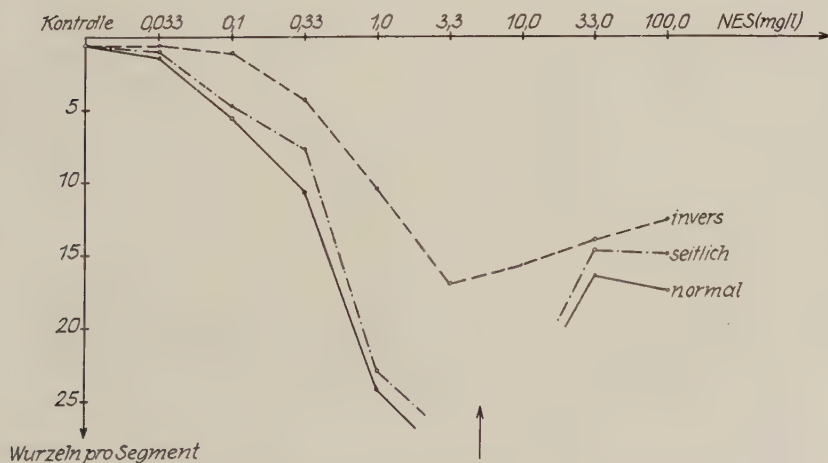


Abb. 7. Einfluß der NES und der Orientierung auf die Wurzelbildung bei der Stoppelrübe. Der Pfeil bezeichnet den Bereich, in dem sichere Zahlenwerte nicht ermittelt werden konnten.

Sprosse wurden sehr selten gebildet. Nur 5 Gewebestücke unter 2800 brachten insgesamt 7 etwa 3 mm hohe, grüne Sprosse hervor, 3 bei 1,0 mg/l, 1 bei 3,3 mg/l und 3 bei 10,0 mg/l NES.

1. Einfluß des im Segment enthaltenen Leitgewebes.

Die Kalluswucherungen gingen immer von angeschnittenen Leitbündeln aus. Auch die Organe entstanden in Höhe der durchschnittenen Gefäßbündel.

2. Lage des Segments innerhalb der Rübe.

Die Form der verwendeten Stoppelrüben ließ es zu, aus ihnen bis zu 14 Schichten zu gewinnen. Aus einer Schicht konnten neben dem Zentralzylinder im oberen Teil des Organs 2 Ringe, im unteren nur 1 Ring gewonnen werden.

Die Segmente einer Schicht unterschieden sich weder in der Kallus- noch in der Wurzelbildung (Abb. 8b). Auch bei Vergleich der 12—14 Schichten einer Rübe ließen sich keine größeren Abweichungen feststellen (Abb. 8a). Es traten aber wie bei Kohlrabi immer wieder Segmente mit deutlich geringerer Regenerationsbereitschaft auf, als sie die anderen recht einheitlich reagierenden Gewebestücke zeigten.

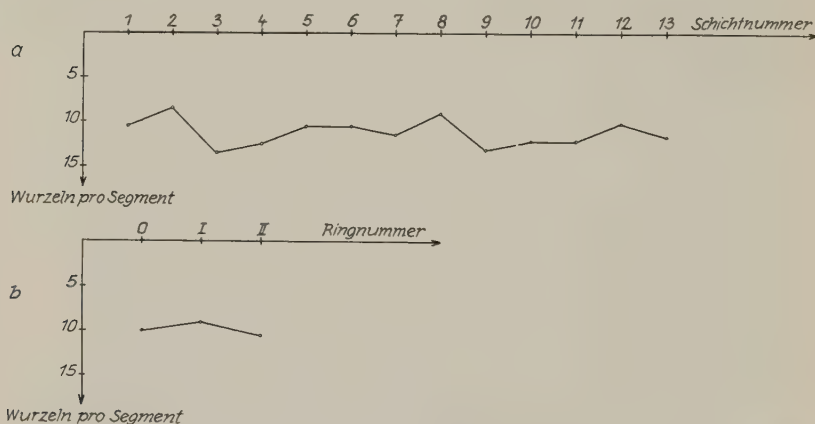


Abb. 8. Einfluß der Lage des Segments innerhalb der Stoppelrübe auf die Wurzelbildung. NES: 0,33 mg/l; Orientierung: normal.

Die geringe Bereitschaft, Sprosse hervorzubringen, scheint ebenso in allen Bezirken des Organs gleich groß zu sein: es entstammten von den fünf Segmenten, die Sprosse bildeten, zwei der ersten, eines der dritten, eines der zwölften und eines der dreizehnten Schicht verschiedener Rüben.

3. Orientierung des Segments beim Einlegen.

Im Gegensatz zum Kohlrabi zeigte sich bei der Stoppelrübe eine ausgesprochene Abhängigkeit der Reaktion von der Orientierung beim Einlegen der Segmente, die sich in einer ausgeprägten Polarität äußerte. Unabhängig von der Lage wurde der Kallus stets polar angelegt. Es traten über alle Segmentflächen verteilt Kalluswucherungen auf; bei jeder der drei Einlagemöglichkeiten wurde aber das Kalluswachstum aus der morphologischen Unterseite am stärksten angeregt (Abb. 6). Auch in der Organanlage war eine deutliche Polarität festzustellen (Abb. 6 unten). Die Wurzeln entstanden überwiegend aus dem basalen Pol der Segmente, und zwar bei normaler Einlage fast ausschließlich, bei inverser und seitlicher Orientierung ab 0,33 mg/l NES zum Teil jedoch auch aus den in das Nährmedium tauchenden nicht basalen Flächen. Die Zahlen der pro Segment gebildeten Wurzeln waren bei normaler und seitlicher Einlage fast gleich, bei inverser Orientierung blieben sie zurück (Abb. 7).

4. Individuelle Unterschiede zwischen verschiedenen Organen gleicher Herkunft.

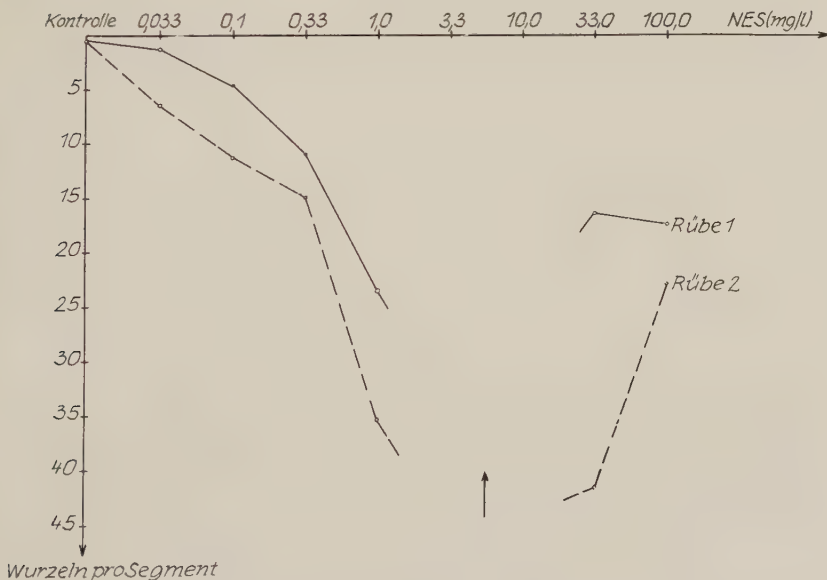


Abb. 9. Individuelle Unterschiede zwischen verschiedenen Stoppelrüben gleicher Herkunft; Orientierung: normal; der Pfeil bezeichnet den Bereich, in dem sichere Zahlenwerte nicht ermittelt werden konnten.

Völlig gleichgestaltete, gleichaltrige Rüben gleicher Herkunft unterschieden sich in ihrer Reaktion auf die NES-Reihe oft merklich, weniger deutlich im Kallus als in der Zahl der pro Segment angelegten Wurzeln (Abb. 9). In dieser Darstellung sind zwei Rüben verglichen, deren Segmente genau den gleichen Bedingungen unterworfen wurden.

Als eine weitere Eigenart kann bei der Sorte „Ochsenhörner“ der verschieden starke Bakterienbefall von Rübe zu Rübe angesehen werden. Trotz Beachtung aller Vorsichtsmaßnahmen waren aus vielen Rüben sämtliche Stücke befallen, aus manchen nur die Segmente der unteren Schichten; bei wieder anderen gelang es, den Befall der Gewebestücke aus allen Bezirken der Rübe niedrig zu halten. Da immer nach der gleichen Methode gearbeitet wurde, ist anzunehmen, daß die Bakterien bereits vor der Inkulturnahme in der Rübe vorhanden waren. Es war jedoch nicht möglich, den Bakterienbefall im voraus festzustellen.

Um dieser Schwierigkeit zu begegnen, wurde zunächst versucht, den Befall durch Zugabe einer bakteriostatisch wirkenden Substanz zu unterdrücken. Bei *Cyclamen persicum* hatte das Antibiotikum Achromycin in einer Konzentration von 50 mg/l günstig gewirkt (Stichel, 1959; Wurm, 1960). Es wurde auch hier erprobt. Der Befall konnte damit aber nicht merklich eingedämmt werden. Außerdem wurden die Ergebnisse an unbefallenen Segmenten beeinflusst. Das Antibiotikum wurde deshalb bei den weiteren Versuchen nicht mehr verwendet.

Auch ein Wechsel in der Stoppelrüben-Sorte brachte nicht den gewünschten Erfolg. Die in der Kallusbildung den „Ochsenhörnern“ ähnliche Sorte „Bortfelder“ war zwar von Bakterien kaum befallen. Sie war aber für die Untersuchungen aus dem Grunde ungeeignet, da sie nur sehr geringe Bereitschaft zeigte, Wurzeln zu bilden.

Nachdem unter den zahlreichen verwendeten Rüben der Sorte „Ochsenhörner“ genügend waren, bei denen es gelang, den Befall unter 10 % zu halten, wurde der teilweise oder totale Ausfall einzelner Organe schließlich in Kauf genommen und durch entsprechend umfangreiche Versuchsreihen ausgeglichen.

Bei Vergleichen innerhalb einer nur schwach befallenen Stoppelrübe darf man — wie immer einige abweichende Segmente ausgenommen — den Ergebnissen der vorliegenden Versuche zufolge also erwarten, daß alle Bezirke der Rübe gleich reagieren. Jedoch

muß man beim Einbringen in die Kulturgefäße die Orientierung der Gewebestücke genau beachten, da sie die Reaktion wesentlich beeinflußt.

III. Sellerie

Die Sellerieknolle besteht zum überwiegenden Teil aus Markgewebe, das von zahlreichen unregelmäßig verlaufenden Leitbündeln durchzogen wird; lediglich die zentralen Markpartien enthalten keine Gefäßbündel. Der Umfang dieses von Bündeln freien Teils nimmt innerhalb der Knolle von oben nach unten rasch ab. Für die Untersuchungen wurde sowohl das leitbündelhaltige als auch das leitbündellose Gewebe verwendet. Die Kulturdauer betrug von Mitte Oktober bis Mitte Januar 90—100 Tage.

Die von Gefäßbündeln freien Gewebestücke aus dem zentralen Mark waren zu keiner Reaktion befähigt; sie bildeten weder Kallus noch Wurzeln und begannen bereits nach 2—3 Wochen zu schrumpfen.

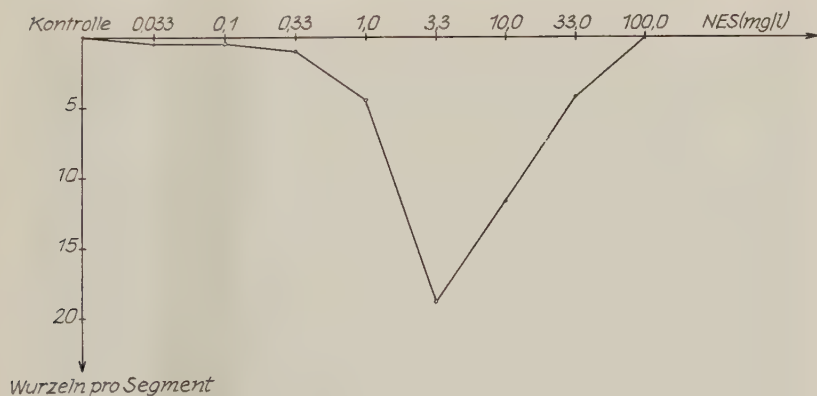


Abb. 10. Einfluß der NES auf die Wurzelbildung an leitgewebehaltigen Sellerie-segmenten.

Die Luftteile der gefäßbündelhaltigen Segmente überzogen sich nach etwa 3—4 Wochen mit einer lockeren Schicht von Zellfäden. Gleichzeitig entstanden aus diesen Flächen von verzweigten Zellfäden dicht bedeckte, kleine Kallushäufchen. Ab 0,33 mg/l NES wurde das Kalluswachstum merklich gefördert. Aus den in das Nährmedium tauchenden Segmentteilen gingen Kalluswucherungen hervor, die bei 3,3 mg/l am stärksten ausgebildet waren; ab 10,0 mg/l

wurde ihr Wachstum gehemmt.

Wurzelbildung konnte an Kontrollkulturen nur sehr selten beobachtet werden; durch NES wurde sie deutlich gesteigert. Sie erreichte bei 3,3 mg/l ihr Maximum (Abb. 10).

Sprosse traten an den Selleriesegmenten niemals auf.

1. Einfluß des im Segment enthaltenen Leitgewebes.

Welche Bedeutung die Leitelemente für die Reaktion der Segmente haben, ist bei Sellerie gut zu beobachten. Nur die leitbündelhaltigen Stücke bildeten einen Kallus und Wurzeln. Weiter konnte festgestellt werden, daß die Kalluswucherungen und Wurzeln an leitgewebehaltigen Segmenten im Anschluß an die angeschnittenen Leitbündel entstanden.

2. Lage des Segments innerhalb des Organs.

Bei Vergleich der Ringe einer Schicht machte sich bemerkbar, daß die zentralen Markpartien im oberen Teil der Knolle leitbündellos, im unteren leitbündelärmer sind als die peripheren Bezirke. Da die Regenerationsbereitschaft der Segmente in engem Zusammenhang mit dem Leitgewebe steht, ergab sich daraus inner-

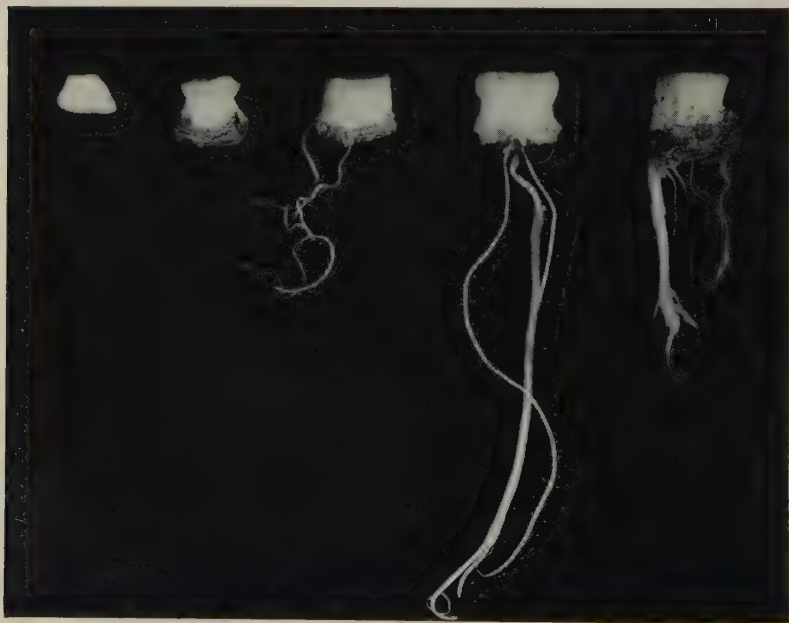


Abb. 11. Einfluß der Lage des Segments innerhalb der Sellerieknolle auf die Reaktion. Von links nach rechts je ein Segment aus den Ringen 0 bis IV der 2. Schicht. NES: 1,0 mg/l; Vergr. 0,8 $\times$.

halb der Schichten ein deutlicher Unterschied in der Reaktion der Ringe (Abb. 11, Abb. 12b). Wurden die immer leitgewebehaltigen Stücke jeweils des III. Ringes der sechs oder sieben Schichten einer Knolle verglichen, so traten — abgesehen von geringen Schwankungen von Schicht zu Schicht — keine gesetzmäßigen Unterschiede auf (Abb. 12 a).

3. Orientierung des Segments beim Einlegen.

Die Orientierung der Gewebestücke hat bei Sellerie keinen Einfluß auf die Kallus- und Wurzelbildung. Die Verteilung des Kallus war bei normaler, seitlicher und inverser Einlage immer gleichartig. Unabhängig davon, wie die Segmente orientiert wurden, entstanden die Wurzeln fast ausschließlich aus der in das Nährmedium tauchenden Seite. Auch die Form und die Zahl der pro Seg-

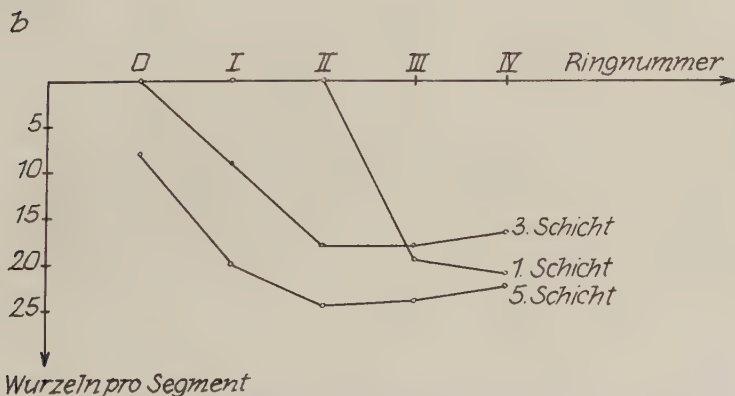
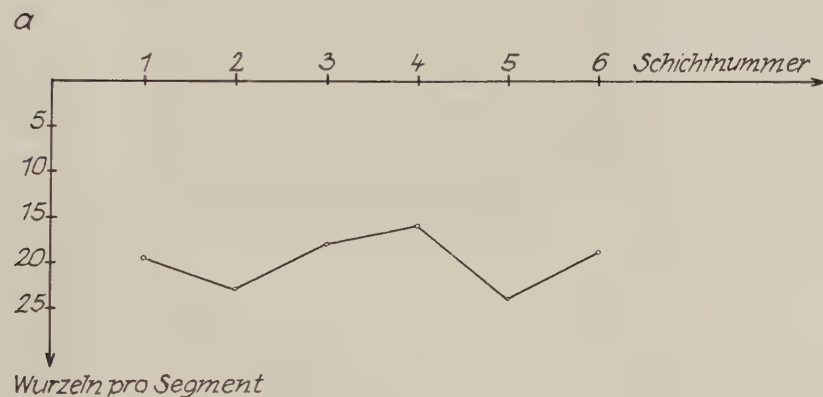


Abb. 12. Einfluß der Lage des Segments innerhalb der Sellerieknolle auf die Wurzelbildung. NES: 3,3 mg/l.

ment angelegten Wurzeln waren bei den drei Orientierungen gleich (Abb. 13).



Abb. 13. Einfluß der Orientierung auf die Reaktion der Selleriesegmente. Links: normal; Mitte: invers; rechts: seitlich (morphologische Unterseite nach rechts gekehrt). NES: 1,0 mg/l; nat. Größe

4. Individuelle Unterschiede zwischen verschiedenen Organen gleicher Herkunft.

Alle untersuchten Knollen reagierten etwa gleich. Es traten von Organ zu Organ weder in der Kallus- noch in der Wurzelbildung stärkere Unterschiede auf.

Die Reaktion von Selleriesegmenten steht in engem Zusammenhang mit ihrem Gehalt an Leitgewebe. Gleiches Verhalten ist nur von Segmenten zu erwarten, die einen etwa gleich großen Anteil an Leitelementen enthalten. Die Orientierung beim Einlegen braucht nicht beachtet zu werden.

IV. Futterrübe

Der innere Bau der einzelnen Rübenbestandteile ist verschieden. Im Epikotylteil sind die Leitelemente etwa in gleicher Dichte unregelmäßig über den Querschnitt verteilt. Im Hypokotyl- und

Wurzelteil sind die Gefäßbündel in Form mehrerer annähernd konzentrischer Ringe angeordnet, die durch ringförmige Parenchymzonen voneinander getrennt werden. Die Leitbündel verlaufen innerhalb der gesamten Rübe im großen und ganzen vertikal. Aus dem Epikotyl konnten nur Segmente mit Leitgewebe gewonnen werden; im Hypokotyl- und Wurzelteil wurde zwischen gefäßbündelhaltigen und gefäßbündellosen Segmenten unterschieden. Bedingt durch die ungleichartige Verteilung der Leitelemente in den verschiedenen Rübenbezirken enthielten die leitgewebeshaltigen Stücke aus dem Hypokotyl und der Wurzel pro Segment einen höheren Gefäßbündelanteil als die Stücke aus dem Epikotyl, da die Gesamtzahl der Leitbündel offenbar in der ganzen Rübe in etwa gleich ist.

Die Segmente wurden von Ende Oktober bis Ende März 140 bis 150 Tage in Kultur genommen.

Die von Leitelementen freien Stücke aus den parenchymatischen Ringzonen des Hypokotyls und der Wurzel bildeten bei keiner NES-Konzentration Kallus oder Wurzeln. Ihre Luftseiten überzogen sich unabhängig von der zugegebenen NES-Menge nach 1—2 Wochen mit einer sehr lockeren Schicht verzweigter Zellfäden. Diese Segmente ergrünten nicht, sondern färbten sich im Laufe der Zeit braun; sie blieben jedoch während der gesamten Kulturdauer in ihrer ursprünglichen Größe erhalten.

Die gefäßbündelhaltigen Gewebestücke sowohl aus dem Epikotyl als auch aus dem Hypokotyl und der Wurzel ergrünten nach 2—3 Wochen und bildeten außer einer lockeren Schicht verzweigter Zellfäden kräftige Kalluswucherungen, deren Größe durch Zugabe von NES jedoch nur schwach gesteigert wurde. Der stärkste Kallus bildete sich wie bei der Stoppelrübe aus der morphologischen Unterseite. Der Kallus aus diesem Teil des Segments färbte sich intensiv goldgelb. Die Stücke vermögen demnach nicht nur Chlorophyll, sondern auch das für die verwendete Rübensorte „Eckendorfer Gelb“ typische Flavocyanin nachzubilden (Roemer-Rudorf, 1958).

Bereits an Kontrollsegmenten traten nach etwa 4 Wochen Wurzeln auf. Sie bildeten sich fast ausschließlich aus der morphologischen Unterseite der Stücke. Die Wurzelbildung konnte durch NES erheblich verstärkt werden (Abb. 14, normal).

Sproßbildung wurde an Futterrübensegmenten niemals beobachtet.

1. Einfluß des im Segment enthaltenen Leitgewebes.

Wie oben beschrieben entstanden also auch bei der Futterrübe Kallus und Wurzeln nur an leitgewebehaltigen Stücken im Anschluß

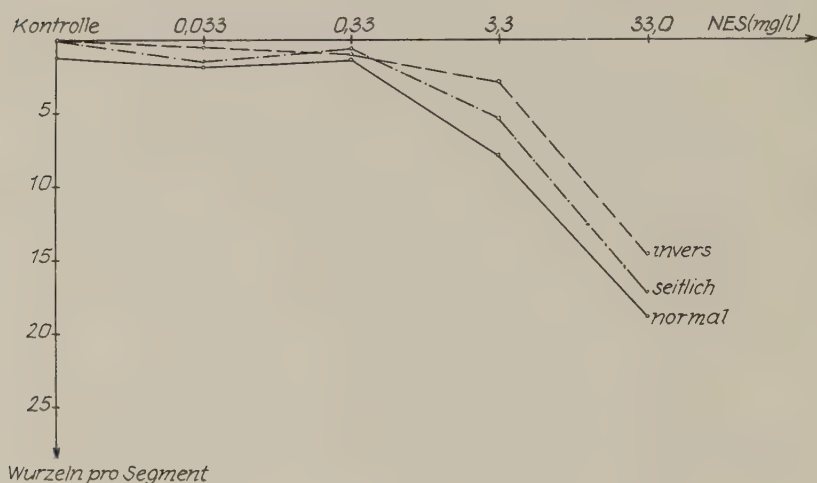


Abb. 14. Einfluß der NES und der Orientierung auf die Wurzelbildung an gefäßbündelhaltigen Futterrübensegmenten aus dem Hypokotyl- und Wurzelteil des Organs.



Abb. 15. Der Unterschied in der Reaktion von gefäßbündelhaltigen (links) und gefäßbündellosen Futterrüben-Segmenten (rechts); Orientierung: invers. NES: 0,33 mg/l; Vergr. 1,5 $\times$.

an die angeschnittenen Gefäßbündel. Wie stark sich gefäßbündelhaltige und gefäßbündellose Segmente in ihrer Reaktion voneinander unterschieden, zeigt die Abb. 15: das linke Segment entstammt dem III. Gefäßbündelring aus dem Hypokotyl der Rübe, das rechte dem nach außen sich unmittelbar anschließenden Parenchymring.

2. Lage des Segments innerhalb des Organs.

Daß es für die Reaktion eines Segments entscheidend ist, ob es in der Rübe auf einem Gefäßbündel- oder einem Parenchymring lag, zeigt die Abb. 15. Weiter wurde untersucht, ob sich auch im

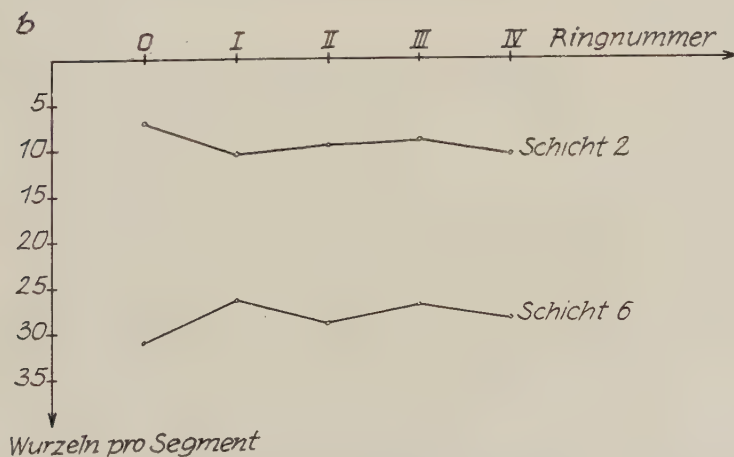
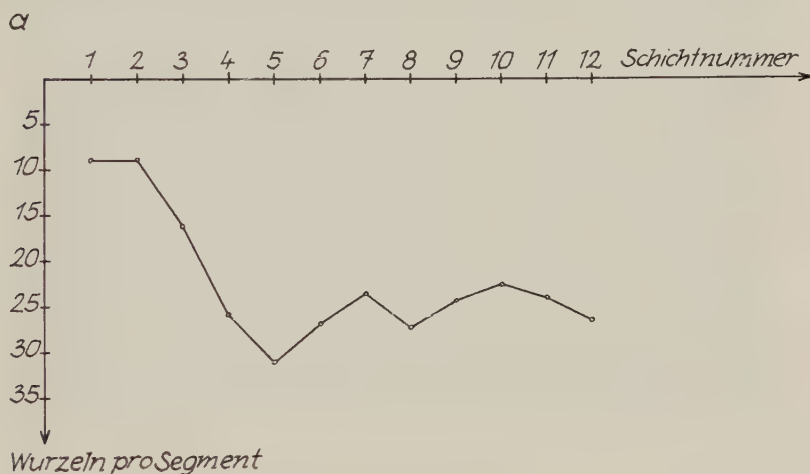


Abb. 16. Einfluß der Lage des Segments innerhalb der Futterrübe auf die Wurzelbildung. NES: 33,0 mg/l; Orientierung: normal.

Verhalten nur der leitgewebehaltigen Stücke aus den verschiedenen Rübenbezirken Unterschiede ergeben würden. Im Hypokotyl- und Wurzelteil wurden innerhalb einer Schicht die 4—5 Gefäßbündelringe miteinander verglichen, im Epikotylteil die diesen Zonen im Durchmesser entsprechenden Ringe.

Bei Vergleich der in den 11—14 Schichten einander entsprechenden Ringe ergab sich, daß die Segmente aus dem Epikotyl in der Wurzelbildung deutlich hinter den Stücken aus dem Hypokotyl- und Wurzelteil der Rübe zurückblieben (Abb. 16 a). Innerhalb einer Schicht konnten in keiner Höhe gesetzmäßige Unterschiede festgestellt werden; die Segmente aus den 4—5 Ringen einer Schicht reagierten im Mittel gleich (Abb. 16 b).

An Segmenten eines Ringes aus dem Epikotylteil der Rübe, in dem die Gefäßbündel unregelmäßig verteilt sind, traten in der Wurzelzahl oft erhebliche Unterschiede auf. Aus den in den Kurven der Abbildungen 16 a und 16 b eingetragenen Mittelwerten ist das nicht zu ersehen.

3. Orientierung des Segments beim Einlegen.

Wie bei der Stoppelrübe wurden auch bei den Futterrübensegmenten der Kallus und die Wurzeln polar angelegt. Das stärkste Kalluswachstum war auch hier unabhängig von der Orientierung bei allen NES-Konzentrationen auf der morphologischen Unterseite der Stücke zu beobachten. Nur der Kallus aus diesem Bezirk der Segmente färbte sich intensiv goldgelb. Demnach scheint auch die Bildung von Flavocyanin von der inneren Polarität der Segmente beherrscht zu sein.

Die Wurzeln entstanden ebenfalls bis zu der NES-Konzentration von 3,3 mg/l streng polar, d. h. sie gingen unabhängig davon, wie die Segmente eingelegt wurden, fast ausschließlich aus dem basalen Pol der Stücke hervor (Abb. 17). Erst bei 10,0 mg/l und 33,0 mg/l NES bildeten sich bei inverser und seitlicher Orientierung regelmäßig zahlreiche Wurzeln auch aus den in das Nährmedium tauchenden Flächen. Bei stärkeren Wuchsstoffkonzentrationen ist demnach wie auch bei der Stoppelrübe die Polarität in der Wurzelanlage nicht mehr so deutlich ausgeprägt wie bei niedrigen NES-Gaben. Die größte Wurzelzahl pro Segmnten erreichten aber die normal orientierten Stücke; bei seitlicher und inverser Einlage blieb die Wurzelbildung etwas zurück (Abb. 14).

4. Individuelle Unterschiede zwischen verschiedenen Rüben gleicher Herkunft.

Gleichgestaltete und gleichaltrige Rüben, die vom gleichen Feld geerntet wurden, reagierten häufig verschieden stark auf die NES-Reihe. Die Zahl der pro Segment gebildeten Wurzeln unterschied sich von Rübe zu Rübe oft deutlich (Abb. 18).



Abb. 17. Einfluß der Orientierung auf die Reaktion gefäßbündelhaltiger Futterrüben-Segmente. Links: normal; Mitte: invers; Rechts: seitlich (morphologische Unterseite nach rechts gekehrt). NES: 3,3 mg/l; Vergr. 1,8 $\times$.

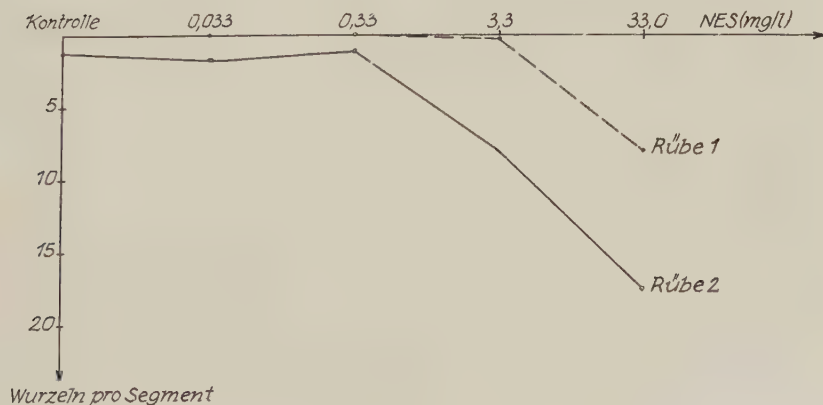


Abb. 18. Individuelle Unterschiede zwischen verschiedenen Futterrüben gleicher Herkunft; Orientierung: normal.

Innerhalb einer Futterröbe ist eine gleiche Reaktion nur von Segmenten mit gleichem Gehalt an Leitgewebe zu erwarten. Auf Grund ihres relativ geringeren Leitbündelanteils reagieren die Stücke aus dem Epikotyl der Rübe schwächer als die Segmente aus den Gefäßbündelringen von Hypokotyl und Wurzel. Wegen der deutlichen Polarität ist neben der Lage der Stücke innerhalb des Organs ihre Orientierung beim Einlegen zu beachten.

Besprechung der Ergebnisse

Bereits Haberlandt (1913) fand bei der Untersuchung der Regeneration von kleinen Gewebestücken, daß deren Zellen sich nur dann teilen, wenn das Gewebe Leptom enthält oder aber, wenn man das leptomlose Stück mit einem leptomhaltigen in engen Kontakt bringt. Die stimulierende Wirkung des Leptoms zeigt sich aber auch an größeren Gewebestücken dadurch, daß die ersten Teilungen immer in der Umgebung des Leptoms beginnen. Diese Ergebnisse wurden mehrfach bestätigt. Lamprecht (1918) machte an *Bryophyllum* die gleiche Wahrnehmung. Nakano (1924) beobachtete bei der Untersuchung der Regeneration von Bohnenkotyledonen, daß in der Gegend der Leitbündel die Kallusbildung stärker ist als an anderen Stellen der Wundflächen. Brieger (1924) und Pavlu (1927) kamen zu ähnlichen Ergebnissen. Hartsema (1926) stellte bei *Begonia rex* fest, daß die Teilungen in der unmittelbaren Nachbarschaft der Siebröhren einsetzen und erst dann bis zu den Zellen der Epidermis fortschreiten. Dies spricht ebenfalls für die Diffusion eines Teilungsreizes aus dem Siebteil. An Kohlrabistücken beobachtete Orsos (1938), daß die ersten Zellteilungen immer in der Umgebung des Leptoms beginnen. Aus den noch teilungsfähigen Elementen der Leitbündel entstehen halbkugelförmige Gewebe, die sich zu einem Vegetationspunkt differenzieren. Gautheret (1939) fand, daß Kallushäufchen an Kohlrabistücken ihre Entstehung einem intensiven Teilungswachstum der Bezirke in Höhe der verletzten Leitbündel verdanken. Auch aus den anatomischen Untersuchungen von Skoog und Tsui (1951) an Segmenten des Tabakstengels ist die Bedeutung des Leitgewebes für die Regeneration der Stücke zu ersehen. Daß der Teilungsreiz von einem in den Leitelementen geleiteten Stoff ausgehen muß, wiesen schließlich Jablonski und Skoog (1954) nach, als sie feststellten, daß ein wäßriger Extrakt aus dem Leitgewebe sowie Cocosmilch und Malzextrakt im Markgewebe von *Nicotiana* Zellteilungen auslösen können.

Diesen Zusammenhang zwischen Regeneration und Leitelementen zeigten auch alle vier hier untersuchten Objekte. Kalluswucherungen und Organe bildeten sich nur an leitgewebehaltigen Segmenten im Anschluß an die verletzten Gefäßbündel. Bei Sellerie und der Futterrübe war die Bedeutung der Leitelemente für die Reaktion der Stücke besonders gut zu erkennen: aus diesen beiden Speicherorganen konnten auch von Gefäßbündeln freie Stücke gewonnen werden; diese bildeten weder Kalluswucherungen noch Organe. Die rein parenchymatischen Stücke aus der Futterrübe überzogen sich nur mit einer sehr lockeren Schicht von Zellfäden, die aus der Sellerieknolle reagierten überhaupt nicht, sondern begannen bald zu schrumpfen.

Aus dieser Abhängigkeit des Regenerationsvermögens von dem Vorhandensein von Leitbündeln ergibt sich logischerweise auch eine Abhängigkeit des Regenerationsvermögens von der Lage des Segments innerhalb des ganzen Organs, nämlich dann, wenn innerhalb des Speicherorgans leitbündelhaltige und leitbündellose Bezirke vorhanden sind, wie das bei der Sellerieknolle und der Futterrübe der Fall ist.

Bei Sellerie sind die zentralen Markpartien im oberen Teil des Organs leitbündellos, im unteren Teil leitbündelärmer als die peripheren Bezirke. Daraus ergibt sich einmal für die oberen Schichten ein völliges Ausbleiben jeder Reaktion für die innersten Bezirke und volle Reaktion für die peripheren Ringe. Zweitens zeigt sich auch in den unteren Schichten ein gewisser Unterschied zwischen den zentralen und peripheren Bezirken: die Segmente aus den peripheren Partien reagieren immer stärker als die Stücke aus den zentralen Bezirken. Für die Stärke der Reaktion ist also auch die Menge der Leitelemente in einem Segment entscheidend.

Bei der Futterrübe unterscheiden sich zunächst die gefäßbündelhaltigen und die rein parenchymatischen Segmente aus dem Hypokotyl und der Wurzel des Speicherorgans sehr deutlich in ihrem Verhalten. Nur die gefäßbündelhaltigen Stücke bilden Kallus und Wurzeln. Weiter reagieren die leitgewebehaltigen Stücke aus diesen beiden Rübenbezirken mit stärkerer Kallus- und Wurzelbildung als die immer leitbündelhaltigen Segmente aus dem Epikotyl der Rübe. Der Grund dafür ist wieder darin zu suchen, daß die Stücke aus dem Epikotyl, in dem die Bündel unregelmäßig angeordnet sind, pro Segment weniger Leitgewebe enthalten als die Gewe-

bestücke aus den Gefäßbündelringen des Hypokotyls und der Wurzel (Scheibe, 1953).

Die Segmente aus allen vier untersuchten Organen reagieren nur dann unter sich gleichartig, wenn sie einen gleich großen Anteil an Leitgewebe enthalten.

Unterschiede zwischen Segmenten aus verschiedenen Teilen des Speicherorgans können aber auch auf andere Weise zustande kommen.

Die Gewebestücke aus allen Bezirken der im August geernteten Kohlrabiknollen reagierten gleichartig. Die Segmente vergrößerten ihr Volumen durch Hypertrophie des peripheren Parenchymgewebes. Ihre Luftteile überzogen sich mit einer lockeren Schicht verzweigter Zellfäden. Im Anschluß an durchschnittene Leitbündel bildeten sich Kalluswucherungen und zahlreiche Organe.

Ganz anders lagen die Verhältnisse jedoch bei den im September geernteten Knollen. Die Segmente aus dem oberen Teil dieser Organe verhielten sich zwar noch wie die Stücke aus den Augustknollen; die Segmente aus den mittleren Zonen wiesen jedoch bereits merkbliche Unterschiede auf, die an den Gewebestücken aus dem unteren Bezirk des Speicherorgans ganz deutlich wurden: die Volumenzunahme dieser Segmente durch Hypertrophie des peripheren Parenchymgewebes und die Bildung verzweigter Zellfäden waren im Vergleich zum oberen Knollenbezirk merklich stärker, Kalluswucherungen und Organe wurden dagegen weit seltener und schwächer ausgebildet. Offensichtlich liegen hier sekundäre Veränderungen vor, die mit dem zunehmenden Alter der Knolle zusammenhängen dürften.

Tatsächlich treten nach Becker-Dillingen (1956) an Kohlrabi Alterserscheinungen auf, die durch Überständigwerden der Knollen gefördert werden. Der Alterungsprozeß beginnt im unteren Teil der Knolle, da dieser Bezirk am weitesten vom Vegetationspunkt entfernt liegt und damit am ältesten ist, und schreitet nach oben fort. Auch Orsos (1936) konnte bei Untersuchungen an Stücken aus der Kohlrabiknolle feststellen, daß sich im Laufe dieses Alterungsprozesses der physiologische Zustand der betroffenen Gewebe entscheidend verändert. Er beobachtete weiter, daß die Neigung der Gewebestücke zu hypertrophischem Wachstum mit dem Alter zunimmt, die Teilungstätigkeit, der die Kalluswucherungen und Organe ihre Entstehung verdanken, aber im Vergleich zu jungen Knollen weit

schwächer ist. Auch Gautheret (1939) fand, daß Stücke aus im Herbst geernteten Kohlrabi stark zu hypertrophischem Wachstum des peripheren Parenchymgewebes neigen.

Wenn in einem Speicherorgan sowohl Unterschiede in der Verteilung der Leitelemente wie auch sekundäre Zustandsänderungen, die das Organ nur teilweise erfassen, fehlen, dann sind auch Reaktionsunterschiede, die sich allein aus der Lage innerhalb des Organs ergeben, nicht zu erwarten. Das zeigt das Beispiel der Stoppelrübe, bei der alle Bezirke der Rübe gleichartig reagieren.

Neben dem Besitz von Leitelementen ist aber auch deren Orientierung bzw. Verlauf in bezug auf die Längsachse des Organs von Bedeutung. Verlaufen nämlich die Leitbündel unregelmäßig wie bei Kohlrabi und Sellerie, so ist in der Kallus- und Organbildung keine Polarität festzustellen. So war bei diesen beiden Objekten der Kallus bei normaler, inverser und seitlicher Orientierung gleichartig über die Gewebestücke verteilt; auch die Organe entstanden bei den drei Orientierungsmöglichkeiten fast ausschließlich aus den in das Nährmedium tauchenden Segmentteilen und kurz oberhalb der Grenzlinie zwischen Agarteil und Luftteil der Stücke.

Verlaufen dagegen die Leitelemente in Richtung der Längsachse des Organs, wie bei der Futter- und Stoppelrübe, dann ist eine deutliche Polarität festzustellen. Hier entstanden bei allen NES-Konzentrationen die stärksten Kalluswucherungen aus dem basalen Pol der Stücke, gleichgültig wie die Segmente eingelegt wurden. Die sehr selten auftretenden Sprosse bei der Stoppelrübe entstanden ebenfalls aus diesem Teil der Stücke. Bei niedrigen NES-Konzentrationen wurden auch die Wurzeln bei beiden Objekten streng polar aus der morphologischen Unterseite gebildet. Lediglich bei höheren NES-Gaben gingen bei seitlicher und inverser Einlage die Wurzeln nicht mehr nur aus dem basalen Pol hervor, sondern auch aus den in das Nährmedium tauchenden Flächen. Diese Erscheinung beobachtete auch Gautheret (1944) bei Untersuchungen über die Polarität von Futterrübenstücken. Er wertet sie nicht als das Ergebnis einer Störung der inneren Polarität der Segmente, sondern als lokale Wirkung des Wuchsstoffs. An invers in Wasser eingestellten Blattstücken von *Begonia rex* konnte Wirth (1960) ähnliche Beobachtungen machen.

Die Polarität der Regeneration ist eine Folge der Polarität der Wuchsstoffleitung. Nach Söding (1952) ist in der Pflanze neben der

Wuchsstoffleitung im normalen Parenchym oder Kambium eine solche auch im Sieb- und Holzteil möglich, vor allem für künstlich zugeführten Wuchsstoff. An Blättern von *Begonia rex* konnte Wirth (1960) experimentell beweisen, daß die Polarität in der Anlegung der Organe durch die basipetale Leitung der organinduzierenden Stoffe vom Charakter der Wuchsstoffe im Siebteil bedingt ist.

Wenn bei den hier untersuchten Objekten eine Polarität in der Ausbildung von Kallus und Organen nur bei Segmenten aus solchen Speicherorganen zu beobachten ist, die einen gerichteten Leitbündelverlauf besitzen, so dürfte auch da der Grund darin zu suchen sein, daß mit der strengen Orientierung der Leitbündel auch eine entsprechende Orientierung von — basalwärts wandernden — Stoffen verbunden ist, die für die Kallus- und Organbildung notwendig sind. Wenn auch wegen der Polarität der Stoffleitung der Ort der Regeneration festgelegt und unabhängig von der Lage der Segmente zum Nährboden ist, so zeigt sich doch ein gewisser Einfluß der Orientierung in der Stärke der Reaktion.

An Stoppelrüben- und Futterrübensegmenten war die Wurzelzahl pro Segment unter sonst gleichen Bedingungen bei seitlicher Einlage etwas, bei inverser Orientierung deutlich geringer als bei normaler Lage. Bei normaler Orientierung steht die Bildungsstelle der Wurzeln in unmittelbarem Kontakt mit der Wuchsstoffquelle; bei inverser und seitlicher Einlage wird in den Stoppelrüben- und Futterrübenstücken der Wuchsstoff erst polar zum basalen Ende der Segmente geleitet. Er wird dort angereichert und löst die Wurzelbildung aus. Auch Fischnich (1939) beobachtete an Pappelzweigstecklingen, daß die Orientierung die polare Wuchsstoffleitung beeinflussen kann. Er konnte beweisen, daß durch inverse Stellung der basipetale Wuchsstofftransport gehemmt wird. Aus diesen Gründen ist anzunehmen, daß unter sonst gleichen Bedingungen die Wuchsstoffkonzentration am basalen Pol der Segmente bei normaler Orientierung größer ist als bei seitlicher und inverser Einlage der Stücke. Da die Wurzelbildung von der Wuchsstoffkonzentration abhängt, läßt sich damit ihre unterschiedliche Stärke an Stoppel- und Futterrübensegmenten bei den drei Orientierungen erklären.

Die Kohlrabi- und Selleriesegmente, die in der Regeneration keine Polarität erkennen ließen, brachten bei normaler, seitlicher und inverser Einlage die gleiche Anzahl von Organen hervor. Daß bei diesen beiden Objekten trotz der potentiellen Möglichkeit zur Organbildung an jeder Stelle des Segments jeweils nur die dem

Substrat aufliegenden und die unmittelbar angrenzenden Flächen tatsächlich Kallus- und Organbildung zeigen, dürfte wohl darauf beruhen, daß die Regeneration an diesen Stellen durch das Substrat beschleunigt erfolgt und dadurch die Regeneration an den übrigen Flächen unterdrückt wird.

Ein letzter Punkt, der für den unterschiedlichen Ausfall der Versuchsergebnisse von Bedeutung sein kann, sind schließlich individuelle Unterschiede zwischen verschiedenen Organen gleicher Herkunft. Schon Skoog und Tsui (1951) beobachteten bei Versuchen mit Segmenten aus dem Tabakstengel, daß die Reaktion der Stücke auch eine Funktion der Vitalität der Pflanzen ist, aus denen sie entnommen wurden. Ein ähnliches Ergebnis brachten die vorliegenden Untersuchungen. Gleichgestaltete und gleichaltrige Stoppel- und Futterrüben einer einheitlichen Rasse, die vom selben Feld geerntet wurden, reagierten unter gleichen Bedingungen oft mit verschieden starker Wurzelbildung auf die Wuchsstoffreihe. Gleichaltrige, äußerlich völlig gleichwertig erscheinende Kohlrabiknollen gleicher Herkunft unterschieden sich häufig merklich in der Sproßbildung. Es ergibt sich daraus die Notwendigkeit, Vergleiche nur zwischen Segmenten aus jeweils einem einzigen Speicherorgan vorzunehmen.

Wie weit der häufig sehr unterschiedliche Bakterienbefall bei der Stoppelrübensorte „Ochsenhörner“ ebenfalls eine Folge von „Vitalitätsunterschieden“ der befallenen Rüben ist oder ob er rein zufallsmäßig erfolgt, ist nicht ohne weiteres zu sagen. Die einzige Möglichkeit, in solchen Fällen zu gesicherten Ergebnissen zu kommen, besteht darin, durch entsprechend umfangreiche Versuchsansätze den Totalausfall einzelner Versuchsreihen zu egalisieren.

Zusammenfassung

Die Reaktionsfähigkeit $8 \times 8 \times 10$ mm großer Segmente aus vier pflanzlichen Speicherorganen — Kohlrabi, Stoppelrübe, Sellerie und Futterrübe — wurde in Abhängigkeit von folgenden vier Faktoren untersucht. Als Maß der Reaktionsfähigkeit wurde dabei das Verhalten der Segmente auf eine abgestufte NES-Reihe genommen.

1. Einfluß des im Segment enthaltenen Leitgewebes: das Leitgewebe ist für die Reaktion der Segmente aus allen vier Objekten entscheidend wichtig. Gefäßbündellose Gewebestücke aus der Futterrübe und der Sellerieknolle bildeten weder Organe noch Kalluswucherungen. An den gefäßbündelhaltigen Segmenten aus allen

Speicherorganen entstanden die Kalluswucherungen und die Organe im Anschluß an verletzte Leitbündel. Gleiche Reaktion ist nur von Segmenten mit gleichem Leitgewebeanteil zu erwarten.

2. Lage des Segments innerhalb des Organs: entsprechend der ungleichmäßigen Verteilung der Gefäßbündel innerhalb der Sellerieknolle und der Futterrübe reagierten die Stücke aus den einzelnen Organbezirken verschieden.

Innerhalb der Stoppelrübe und der im August geernteten Kohlrabiknollen waren keine Reaktionsunterschiede zu erkennen.

Die Segmente aus dem mittleren und besonders deutlich aus dem unteren Teil der im September geernteten Kohlrabiknollen unterschieden sich in ihrer Reaktion von den oberen Organbezirken: das hypertrophische Wachstum und die Bildung verzweigter Zellfäden waren deutlich verstärkt. Kalluswucherungen und Organe wurden seltener und schwächer ausgebildet.

3. Orientierung des Segments beim Einlegen: die Stücke aus den Objekten mit unregelmäßigem Gefäßbündelverlauf, Kohlrabi und Sellerie, ließen in der Kallus- und Organanlage keine Polarität erkennen. Auch die Zahl der pro Segment gebildeten Organe zeigte sich von der Orientierung unabhängig.

An den Gewebestücken aus den beiden Rüben, in denen die Gefäße vertikal verlaufen, war eine deutliche Polarität festzustellen. Unabhängig von der Orientierung entstanden die kräftigsten Kalluswucherungen immer aus der morphologischen Unterseite der Stücke. Bei niedrigen NES-Konzentrationen wurden auch die Organe streng polar am basalen Pol der Segmente angelegt, gleichgültig wie die Stücke eingelegt wurden. Bei höheren Wuchsstoffgaben bildeten sich bei inverser und seitlicher Orientierung regelmäßig Wurzeln auch aus den in das Nährmedium tauchenden Flächen.

Bei normaler Einlage wurden pro Segment mehr Wurzeln gebildet als bei inverser und seitlicher Orientierung.

4. Individuelle Unterschiede zwischen verschiedenen Organen gleicher Herkunft: alle untersuchten Sellerieknollen reagierten etwa gleich. Gleichaltrige und gleichgestaltete Kohlrabiknollen, Stoppel- und Futterrüben, die von demselben Feld geerntet wurden, sprachen zum Teil verschieden stark auf die NES-Reihe an.

Bei der Stoppelrübe traten von Organ zu Organ im Bakterienbefall sehr starke Unterschiede auf.

Literatur

- BECKER-DILLINGEN, J.: Handbuch des gesamten Gemüsebaues, 6. Aufl. Berlin und Hamburg: Parey 1956, 271—276.
- BRIEGER, F.: Untersuchungen über den Wundreiz. Ber. dtsh. Bot. Ges. (Berlin) 42, (79)—(90) (1924).
- FISCHNICH, O.: Weitere Versuche über die Bedeutung des Wuchsstoffs für die Adventivsproß- und Wurzelbildung. Ber. dtsh. Bot. Ges. (Berlin) 57, 122—134 (1939).
- GAUTHERET, R. J.: Sur le développement de fragments de tubercules de Chou-rave. Compt. Rend. Soc. Biol. (Paris) 91, 244—247 (1939).
- Recherches sur la polarité des tissus végétaux. Rev. Cytol. et Cytophysiol. Vég. (Paris) 7, 45—209 (1944).
- HABERLANDT, G.: Zur Physiologie der Zellteilung. S.-B. Akad. Wiss. Berlin, 1. Halbbd., 318—345 (1913).
- HARTSEMA, A.: Anatomische und experimentelle Untersuchungen über das Auftreten von Neubildungen an Blättern von *Begonia rex*. Rec. Trav. bot. néerl. 23, 305—361 (1926).
- JABLONSKI, J. R. and F. SKOOG: Cell enlargement and cell division in excised tobacco pith tissue. Physiol. Plantarum (Cph.) 7, 16—24 (1954).
- LAMPRECHT, W.: Über die Kultur und die Transplantation kleinerer Blattstücken. Beitr. allg. Bot. (Berlin) 1, 353—398 (1918).
- MAYER, L.: Wachstum und Organbildung an in vitro kultivierten Segmenten von *Pelargonium zonale* und *Cyclamen persicum*. Planta (Berlin) 47, 401—446 (1956).
- NAKANO, H.: Untersuchung über Kallusbildung und Wundheilung bei Keimpflanzen I. u. II. Ber. dtsh. Bot. Ges. (Berlin) 42, 261—266 u. 267—272 (1924).
- ORSOS, O.: Untersuchungen über die sogenannten Nekrohormone. Protoplasma (Berlin) 26, 351—371 (1936).
- Untersuchungen über Organdifferenzierungen. Biol. Zentralblatt (Leipzig) 58, 366—370 (1938).
- PAVLU, I.: Zif. n. PRAT, S. u. MALKOVSKY, KM.: Ursachen des Wachstums und der Zellteilung. Protoplasma (Berlin) 2, 312—367 (1927).
- ROEMER, Th. — W. RUDOLF: Handbuch für Pflanzenzüchtung, 2. Aufl. Berlin u. Hamburg: Parey 1958, 3, 218.
- SCHIEBE, A.: Pflanzenbaulehre (Handbuch f. Landwirtschaft) 2. Aufl. Berlin u. Hamburg: Parey 1953, 2, 198—229.
- SKOOG, F. and Chr. TSUI: Growth substances and the formation of buds in plant tissues. In: Plant growth substances. Wisconsin: University Wisconsin Press 1951, 263—285.
- SÖDING, H.: Die Wuchsstofflehre. Stuttgart: Georg Thieme (1952).
- STICHEL, E.: Gleichzeitige Induktion von Sprossen und Wurzeln an in vitro kultivierten Gewebestücken von *Cyclamen persicum*. Planta (Berlin) 53, 293—317 (1959).
- WIRTH, K.: Experimentelle Beeinflussung der Organbildung an in vitro kultivierten Blattstücken von *Begonia rex*. Planta (Berlin) 54, 265—293 (1960).
- WURM, G.: Vergleichende Untersuchungen über Wachstum und Organbildung an Segmenten pflanzlicher Speicherorgane bei Kultur in vitro. Flora (Jena) 149, 43—76 (1960).

Herrn Prof. Dr. E. HAUSTEIN danke ich für die Anregung zu dieser Arbeit und deren ständige Förderung.

Herrn Prof. Dr. J. SCHWEMMLE danke ich für die Überlassung eines Arbeitsplatzes im Botanischen Institut der Universität Erlangen sowie Fräulein Dr. M. KAUPPERT für die Beratung bei den photographischen Aufnahmen. Die Arbeit wurde von der Deutschen Forschungsgemeinschaft finanziell unterstützt.

Anschrift des Verfassers: Dr. Gerhard Gunst, 85 Nürnberg, Velburger Straße 18.

Lebenslauf

Am 8. April 1936 wurde ich in Nürnberg als Sohn des Malers Wilhelm Gunst und seiner Ehefrau Sophie, geb. Ziegler, als erstes von zwei Kindern geboren.

Im September 1942 kam ich in die Volksschule in Nürnberg. Nach fünfjährigem Besuch der Elementarschule — meine Eltern hatten mittlerweile Nürnberg auf Grund der Kriegsergebnisse verlassen müssen — trat ich im September 1947 in die Ohm-Oberrealschule in Erlangen ein. 1950 gelang es meinen Eltern, nach Nürnberg zurückzukehren; ich wechselte an die dortige Oberrealschule an der Löbleinstraße über. An dieser Anstalt legte ich 1956 die Reifeprüfung ab.

Im Wintersemester 1956/57 begann ich an der TH München mit dem Studium. Vom Sommersemester 1957 an belegte ich an der Universität Erlangen die Fächer Botanik, Zoologie, Chemie und Geographie mit der Absicht, das Staatsexamen für das Lehramt an den Höheren Schulen in Bayern abzulegen.

Im Juli 1959 erhielt ich von Herrn Prof. Dr. E. Haustein das Thema der vorliegenden Abhandlung. Im Frühjahr 1962 konnte ich diese Arbeit zum Abschluß bringen.

Im September und Oktober 1962 legte ich in Erlangen das Staatsexamen für das Lehramt an den Höheren Schulen in Bayern in den Fächern Biologie, Chemie und Geographie ab.

